

成長における親子回帰の線型性に関する研究

著者	西田 朗
号	63
発行年	1972
URL	http://hdl.handle.net/10097/12614

氏 名 (本籍) にし だ あきら
西 田 朗 (宮城県)

学 位 の 種 類 農 学 博 士

学 位 記 番 号 農 第 6 3 号

学位授与年月日 昭 和 4 7 年 7 月 1 3 日

学位授与の要件 学位規則第 5 条第 2 項該当

最 終 学 歴 昭和 4 0 年 3 月
東北大学農学部卒業

学位論文題目 成長における親子回帰の線型性
に関する研究

(主 査)
論文審査委員 教授 水 間 豊 教授 竹 内 三 郎
教授 角 田 重 三 郎

論文内容要旨

統計遺伝学的な家畜育種の理論と方法は、多くの成果をもたらしてきた。しかし、改良の進んだ家畜や家禽の集団では、理論的に推定した選抜反応の大きさと、実際に得られた選抜反応の大きさとの違いを無視できない場合もしばしばあり、理論の検証が必要となってきた。

親子回帰の線型仮説は、統計遺伝学の理論上、重要な仮定の1つであるが、1950年以降、乳牛の泌乳に関する形質について親子回帰の線型性が調べられた結果は、直線であるという報告と、親子回帰はむしろ曲線であるという報告がみられ、必ずしも一致した見解となっていない。

この研究は、親子回帰の線型仮説が常に成り立っているか否かを、豚のパイロットアニマルとしてのマウスの成長について調査して線型仮説が成立しない場合のあることを指摘するとともに、その原因と対策を統計遺伝学的立場から明らかにしたものであり、あわせて家畜改良の効率を高めるという観点から、マウスの成長に関する情報を検討したものである。

1. マウスの各日齢体重における親子回帰の線型性について

マウスの集団を、温度 $24^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$ の飼育室に収容し、無選抜で4世代を重ねることにより、234腹、2136頭のマウスの11の日齢の体重測定値を得た。体重を測定した日齢は0、4、6、9、12、16、21（離乳）、28、42、56、70の各日齢である。

まず、マウスの体重のスケールテストを行なった結果、スケールを変換する必要はないことが明らかになった。次に、マウスの体重を性と同腹兄弟数に関して補正した。補正法としては加算法、乗算法の他に、分散をも補正する分散法の3種類の方法を採用した。分散分析を用いて、表型分散を構成する各分散成分の相対的な大きさを推定し、それらが補正によりどのように変化したかを調べて補正の効果を比較すると、3種類の補正法はすべて等しく有効であることが認められた。つぎに、補正したデータを用いて親子回帰が直線であるか否かを分散分析により検定し、ほとんどの日齢で曲線の方があてはまりがよいという結果を得た。そこで、親子回帰がどのように曲っているかを知るために、高次回帰をあてはめた。高次回帰をあてはめには、制限条件の少ない一般的な型のデータに適用できる一般漸化式による直交多項式のあてはめ法を採用し、電子計算機プログラムを新しく開発して用いた。この方法を採用した理由は、親子回帰を大量のデータを用いて計算するには、従来の単純な重回帰による方法は使用できないからである。その結果各日齢体重の親子回帰の型としては、5つの異なる型が認められた。しかし、すべての日齢に共

通な性質や、マウスの成長に伴う一定の方向をもった型の変化は認められなかった。(結果の一部は図1に示した)。親子回帰の非線型性の原因の1つとして、母性効果の存在が考えられるが母性効果がみられなくなった日齢においてもなお、親子回帰は非線型性を示すことが明らかになった。

2. 表型相似交配による親子回帰の型の確認

1の実験でマウスの各日齢体重の親子回帰は、ほとんどの日齢で直線とみなせないという結果が得られた。この結果を確認するには、実際に、マウスの集団に選抜を加えて、実現遺伝率が表型値の水準により、1の実験でみられたように異なるか否かを調べるのがよい。そこで、マウスの28日齢体重(豚の90Kg時日齢との対比を考慮して)を選び、1の実験に用いた集団の遺伝的な性質の急激な変化を避けつつ、3世代にわたる表型相似交配を行なって、表型値の水準別に実現遺伝率を求めた。その結果、実現遺伝率は、親の表型値の分布の両端で低く、中央で高いという傾向を示し、1の実験におけるマウスの28日齢体重の親子回帰が三次曲線であるという推定は、よく実態を把握していることが明らかとなった。したがって、この場合に、親子回帰を直線とみなして選抜反応を予測すれば正しい予測は得られないことが明らかである。

3. 親子回帰の非線型性の原因について

1と2の実験を通して、親子回帰を直線とはみなせない場合のあることが明らかになったので、親子回帰が曲線となる原因を追究した。非線型の原因がわかれば、その原因が一般に起こり易いことであるか否かにより、非線型親子回帰が家畜改良の場での理論と実際の違いの原因として、どの程度の重要性をもつかを推定できるし、親子回帰の型を予測したり、曲線親子回帰を有効に利用して家畜改良の効率を高めることも可能であろう。

そこで、親子回帰が曲線となる原因の1つとして、育種値と環境効果の分布の歪みを取りあげ、これらの分布の歪みと親子回帰の型との関係を明らかにすることにした。同時に遺伝率の高低が分布の歪みと遺伝率の型との関係にどのような影響を与えるかも検討した。

この問題を解くために、決定論的な手法を用いた卓上計算機による試算と、電子計算機による遺伝率の水準別のシミュレーションを行なった。シミュレーションのための電子計算機プログラムは、この実験のために新しく開発した。

実験の結果、つぎのことが明らかになった(図2参照)。

(1) 育種値(G)および環境効果(E)の分布の歪み係数を g_G, g_E とすれば

(a) $g_G > g_E$ であれば、Gの表型値(P)に対する回帰は、下に凸な曲線となる。

- (b) $g_G = g_E$ であれば、回帰は直線となる。
 - (c) $g_G < g_E$ であれば、回帰は上に凸な曲線となる。
 - (d) g_G と g_E の差が大きいほど、回帰の直線からの偏差は大きくなる。
- (2) G の F に対する回帰が曲線となる場合には、遺伝率の水準が低いときほど、直線からの偏差が大きくなる。

実際に得られる表型値の分布は、多くの場合、ある程度の歪みをもっているが、育種値と環境効果の分布が全く同じ型に歪んでいることはあまり多くないと予想されることと、これまでに得た実験結果とをあわせて考えると、つぎのことを提案できる。

すなわち、親子回帰により遺伝率を推定する場合で、遺伝率が低いと予想されるときや、育種値および環境効果の分布が互いに逆の方向へ歪んでいると予想されるようなときには、データの環境要因に関する補正を充分に加えた上で、親子回帰の線型性の検定を行なうことが望ましい。例えば、選抜限界まで遺伝的に改良された形質の育種値の分布は、育種値がとりうる値には一定の上限があり、また、表現される能力には家畜や家禽がもつ一定の生理的な限界があるために、左へ尾を引くと予想されるのである。このような場合に、選抜反応を親子回帰が直線であるとして予測すれば、正しい結果は得られないであろう。

4. マウスの成長に関する新しい情報

家畜改良の効率を高めるためには、理論と実際のくい違いを縮小するとともに、実験動物をより直接的に、より有効に利用する必要がある。それには、まず、実験動物と家畜について個々に多くの情報を得た上で、両者の間の関係について充分に検討しなければならない。そこで、1の実験で得たデータを用いて、実験動物としてのマウスの成長についての情報をまとめた。そして、マウスを豚のパイロットアニマルとしてみる立場から、豚のデータと比較しながら考察を加えた。

おもな結果は、つぎのとおりである。

- (1) 豚とマウスの成長を比較すると、豚ではマウスでみられるような離乳時の成長速度の低下はみられなかった。また、豚の生時の生理的な発育段階は、マウスの12日齢前後にあたると考えられた。
- (2) マウスにおいて、同腹兄弟数の体重への影響が強く表われる日齢では、同腹兄弟数と平均体重との関係は、曲線を用いなければ説明できない(図3参照)。
- (3) マウスにおいて、同腹兄弟数の体重への影響が強く表われる日齢では、同腹兄弟数と腹内変動係数(一腹子の体重の斉一度)との関係は三次曲線で説明される(図4参照)。この結果は

同腹兄弟数が6～9頭の範囲をはずれると、腹内の変動が急激に変化することを示している。

- (4) マウスの各日齢体重の表型ならびに遺伝相関を求めると、日齢間の隔りが大きくなるにつれて、一般には、相関は低下するが、日齢によっては、逆に高まる場合もあり、低下のしかたは必ずしも直線的ではない。

- (5) マウスの各日齢体重の、より若い日齢の体重に対する回帰は、すべて直線となった。この実験に用いたマウスの飼育環境がよくコントロールされており、また、環境要因についての補正が適切に行なわれたことが、このような結果をもたらしたものと考えられる。

これらの結果は、ほとんどが実験動物としてのマウスの成長に関する新しい情報であり、今後、豚の成長について、これらに対応する情報が得られれば、両者の比較により、豚の育種方法の予備的検討にマウスを適格に活用できることになるであろう。

5. 結 論

以上の結果をまとめると親子回帰の線型性を仮定した家畜育種の方法に対して、つぎの提案をすることができる。

- (1) 家畜や家禽の集団における選抜反応を予測するときで、目標とする形質の遺伝率が低く、育種価および環境効果の分布が互いに異なる型に歪んでいると予想される場合には、データを環境要因について充分補正したうえで、親子回帰の線型性の検定を行なう必要がある。
- (2) もし、親子回帰が曲線であるという情報が確認されたら、親子の対からなる記録を親の表型値を指標に、できる限り少ない数の組に分割し、組別に親子の直線回帰をあてはめてそれらの回帰係数を選抜反応の予測に用いれば、実現改良量をより正確に推定できるであろう（図5参照）。

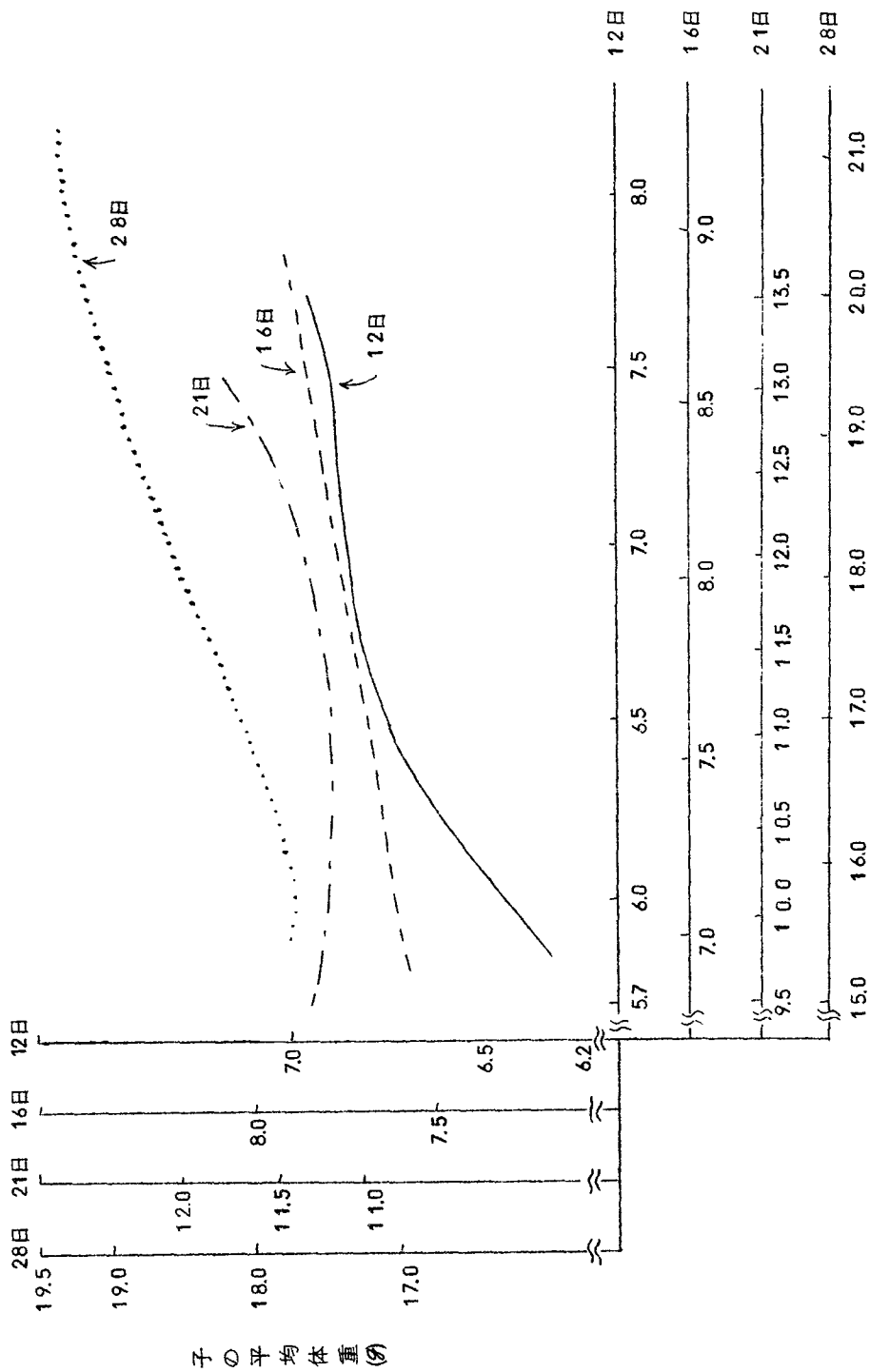


図 1. マウスの各日齢体重における親子回帰の型

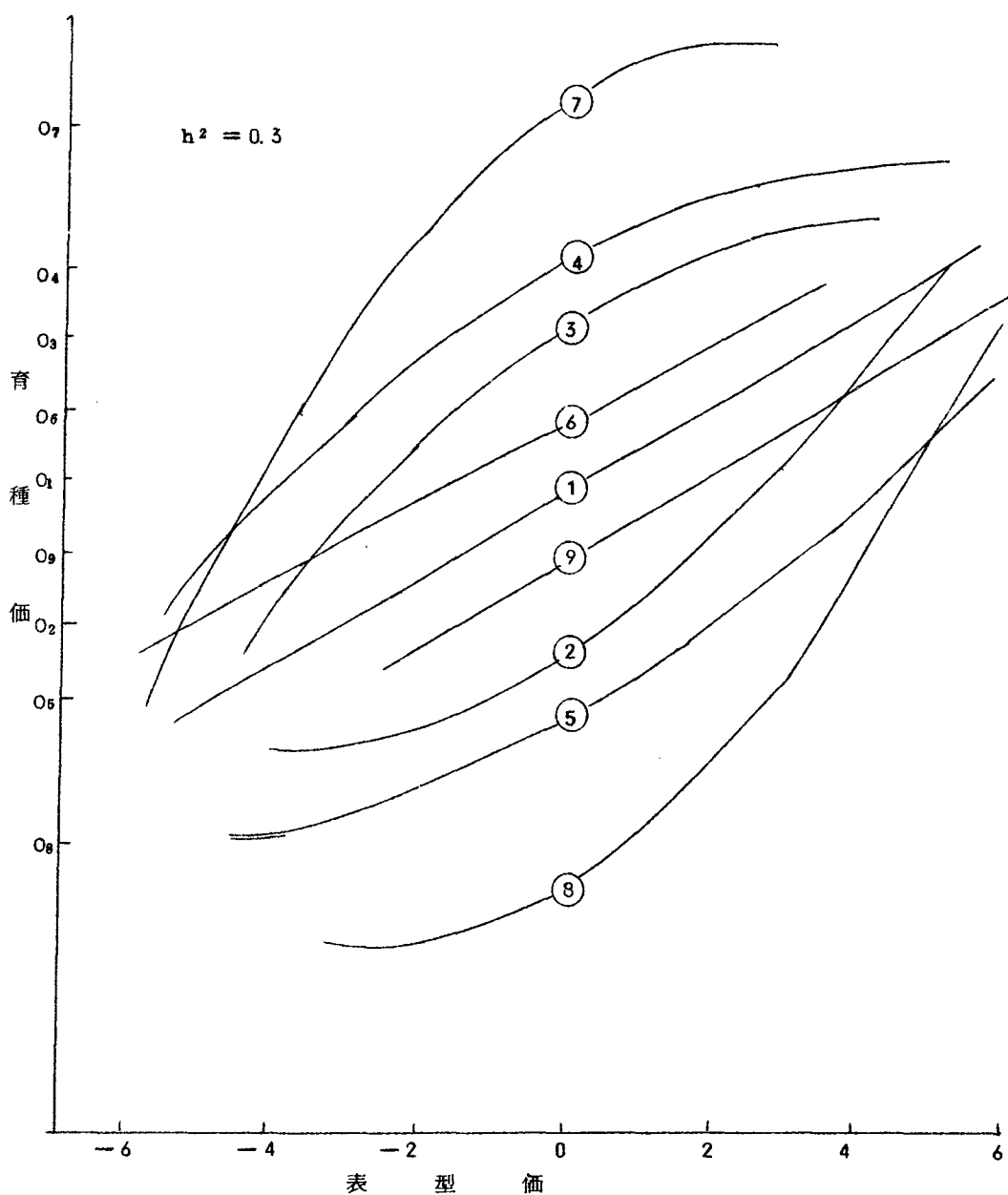


図2 育種値および環境効果の分布の歪みと育種値の表型値に対する回帰の型との関係
($h^2 = 0.3$ の場合)

ただし G^0, E^0 : 平均値に関して対称な育種値および環境効果の分布

G^-, E^- : 負の非対称分布, G^+, E^+ : 正の非対称分布,

(G^0, E^0) : 対称な G と E の組合わせ, とすれば

①: (G^0, E^0) の場合の回帰, ②: (G^0, E^-), ③: (G^0, E^+), ④: (G^-, E^0)

⑤: (G^+, E^0), ⑥: (G^-, E^-), ⑦: (G^-, E^+), ⑧: (G^+, E^-), ⑨: (G^+, E^+)

(図を見易くするために育種値のスケールをずらせてある)

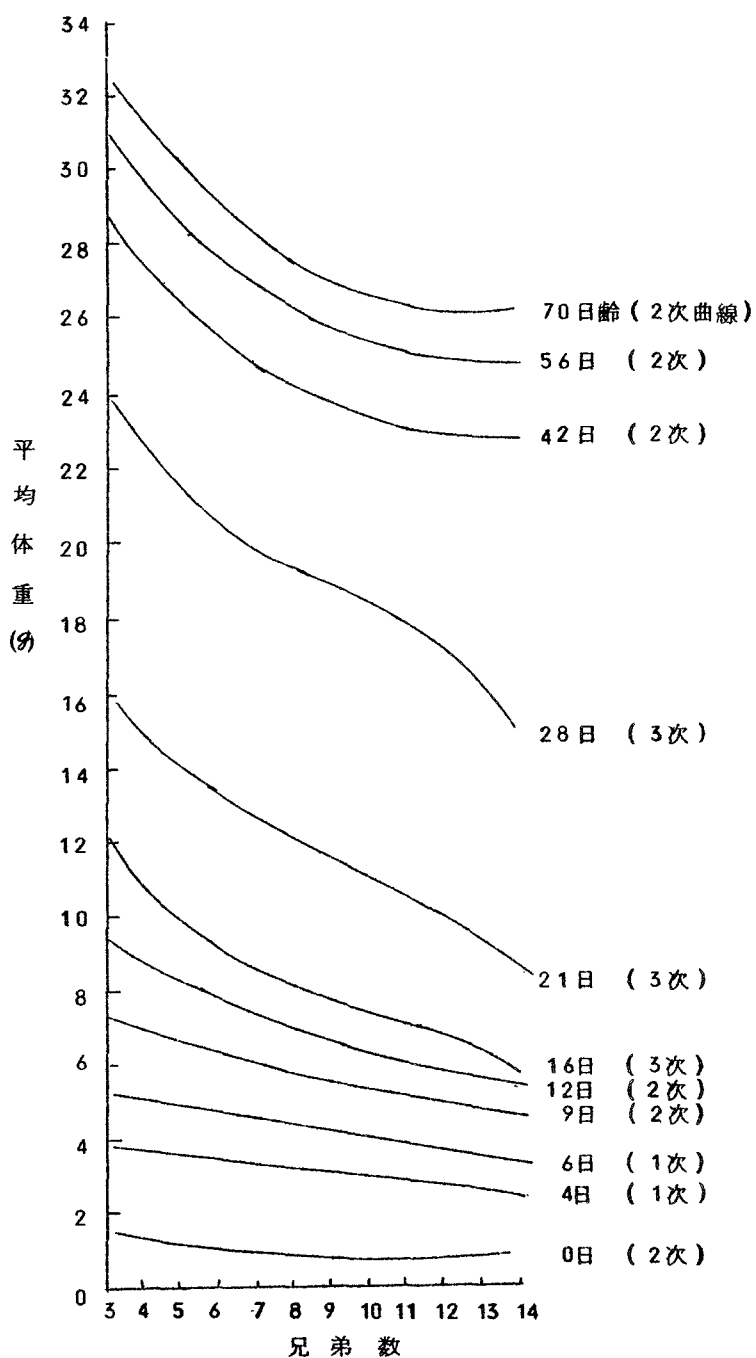


図3. 同腹兄弟数と平均体重との関係

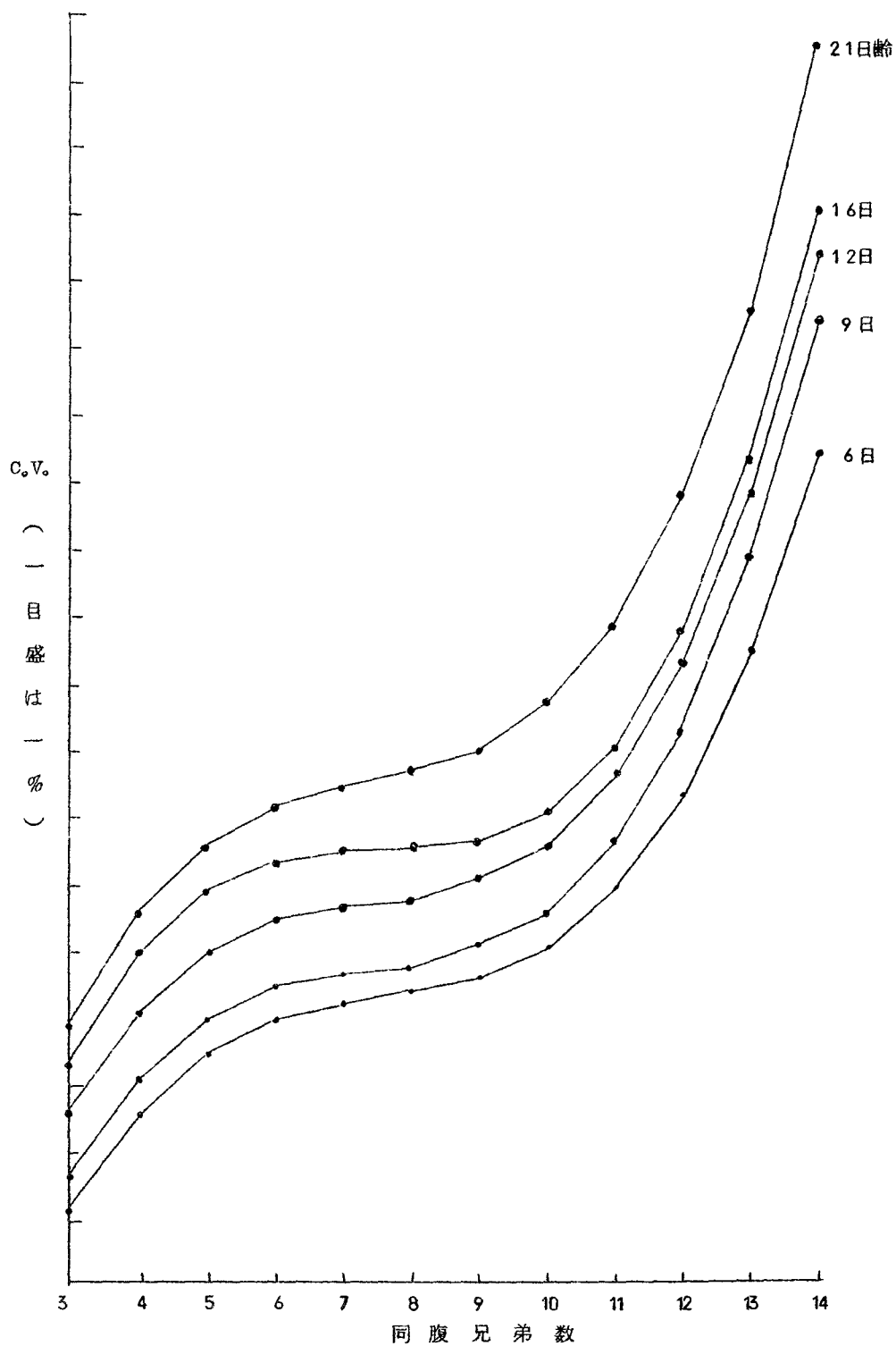


図4 同腹兄弟数と腹内変動係数 (C.V.) との関係

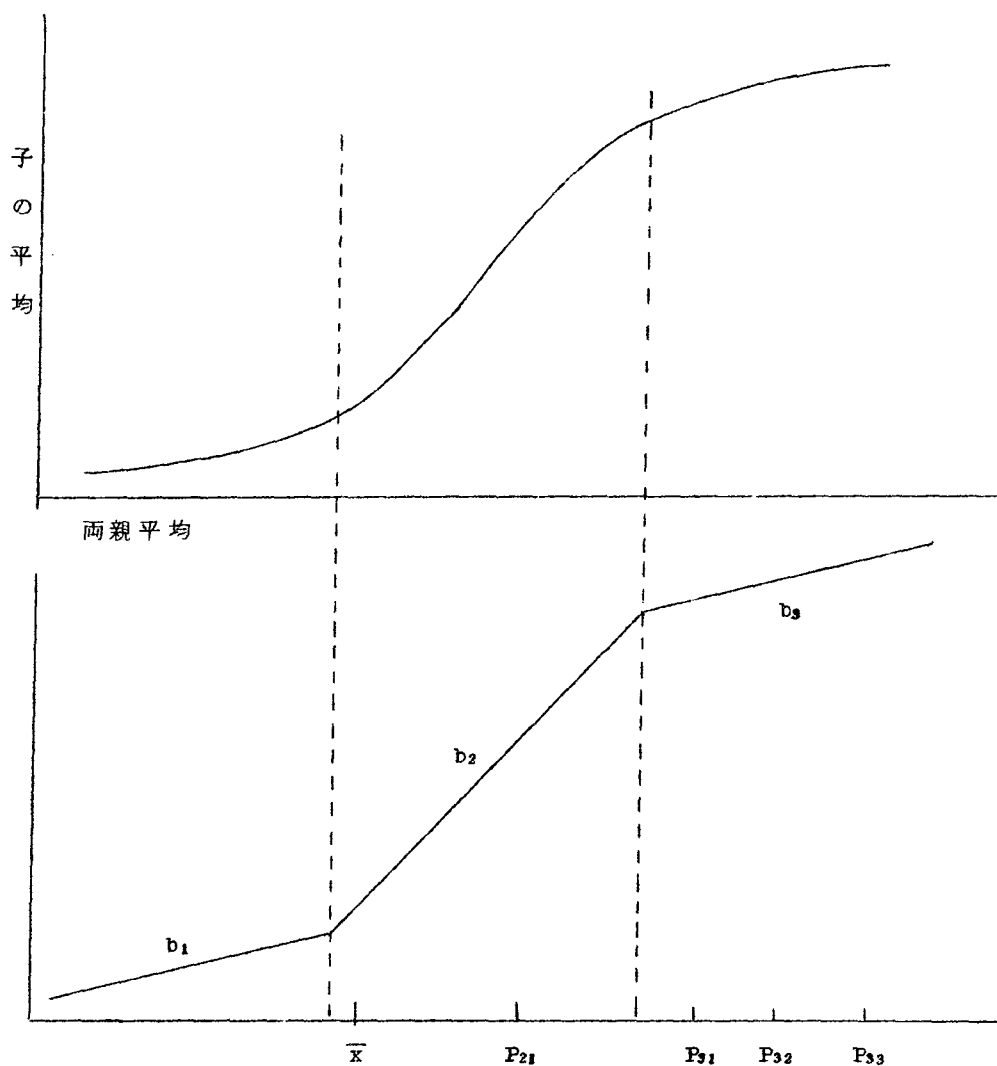


図5 非線型遺伝率の利用法

$$\begin{aligned}\widehat{\Delta G} &= (b_2 (P_{21} - \bar{X}) + b_3 (P_{31} - \bar{X}) + b_3 (P_{32} - \bar{X}) + b_3 (P_{33} - \bar{X})) / 4 \\ &= (\sum_{i=1}^{ng} \sum_{j=1}^{k_i} b_i (P_{1j} - \bar{X})) / \sum_{i=1}^{ng} k_i\end{aligned}$$

ただし, \bar{X} : 親の集団平均, P_{1j} : 選抜された両親平均

b_i : 組別の1次回帰係数, $\widehat{\Delta G}$: 選抜反応の予測値

ng : 分割した組数, k_i : i 番目の組に属する選抜された両親平均の数

審 査 結 果 の 要 旨

親子回帰の線型仮説は統計遺伝学の理論の家畜育種への適用上重要なものであるが、本論文はこの仮説が成り立たない場合があること、またそれが家畜や家禽の集団での改良の理論上の予測値と実際の選抜反応とのくい違いの原因にもなっていることを示すとともに、親子回帰が非線型になる原因の解明と、その場合の対策について統計遺伝学的立場から研究したものである。

無選抜のマウスの集団の4世代から得られた2,136頭のマウスの成長に伴う11の日令のデータを性および同腹子数について補正した後に親子回帰を調べた。その結果は殆どの日令で親子回帰は直線とはいえないという結果を得たため、漸化式による直交多項式のあてはめについて電子計算機のプログラムを開発して、曲線回帰を求め、4種類の曲線が含まれることを明らかにした。

次に親子回帰が3次曲線を示したマウスの28日令体重について、その確認をするため、3世代の表型相似交配および紙上での模擬選抜実験を行なって調べた。それらの結果はいずれも親の表型価の水準別に実現遺伝率が異なり、しかもそれらが3次曲線にほぼ一致することを示しており、前の結果が正しいことが明らかにされた。

そこで親子回帰が非線型になる原因を、育種価および環境効果の分布に歪みがあるためではないかという観点から、両者の分布の型の代表的な組み合わせを設定し、決定論的な手法を用いた手計算および、電子計算機による遺伝率の水準別のシミュレーションによって精細に検討した。それらの結果は両者の分布の歪みが親子回帰の非線型性の原因になること、しかも遺伝率の低い場合にそれがより大になることを明確に立証した。

これらのことから遺伝率が低し、親子回帰が非線型になると考えられる場合には、親子の対の測定値を、親の表型価を指標に、いくつかの組に分割し、各組別に親子の直線回帰をあてはめ、それらの情報をもとに選抜反応の予測をすることが重要であることを提案している。

さらに家畜の改良の効率を高めるために、実験動物を有効に利用するという立場から、この研究の過程で得られたマウスの成長に関する情報をまとめ、同腹兄弟数と平均体重および子の体重の斉一度との関係が曲線回帰で示されること、各日令体重間の遺伝相関は日令間の隔りが大になるにつれて低下するが、必ずしも直線的でないことなど新しい知見を得るとともに、豚の生時の発育段階はマウスの12日令前後にあたることなど、豚とマウスの成長とを育種学的立場から比較検討している。

以上の研究は家畜育種理論の改善に新知見を加えるとともに、豚の育種の研究へのマウスの活用について具体的に考察したものである。本研究に対し審査員一同は農学博士の学位を授与するに値するものと判断した。